蓇雷草对盐胁迫的生理响应

陈意兰[1,2]，李昕[3]，赵文忠[4]，李新杰[4]，廖海民[1]，刘东明[2*]

（1. 贵州大学 生命科学学院/农业生物工程研究院，山地植物资源保护与保护种质创新教育部重点实验室，山地生态与农业生物工程协同创新中心，贵阳 550025；2. 中国科学院华南植物园，广州 510650；3. 华南农业大学，广州 510642；4. 河北曲港高速公路开发有限公司，河北 定州 073000）

摘要：为探讨蓇雷草对逆境的适应能力，揭示其耐盐机理；作者从西沙东岛采集蓇雷草，通过分株繁殖挑选健壮植株为材料；模拟热带珊瑚岛生境设置不同浓度 NaCl 处理，研究不同程度的盐胁迫对其植株叶片丙二醛（MDA）、抗氧化酶以及渗透调节物质的影响。结果表明：（1）短期（28 d）盐胁迫下，NaCl 浓度的增加并未加速蓇雷草叶片细胞发生膜脂过氧化作用，MDA 含量增加幅度较小；随着盐胁迫时间延长及 NaCl 浓度增加，蓇雷草叶片细胞膜脂过氧化损伤的程度加深，MDA 含量逐渐上升，最大值出现在 400 mmol·L^{-1}。（2）短期（28 d）盐胁迫，低浓度（200 mmol·L^{-1}）NaCl 显著提高超氧化物歧化酶（SOD）活性，高浓度（400 mmol·L^{-1}）NaCl 显著提高过氧化氢酶（CAT）活性；而过氧化物酶（POD）活性随盐胁迫时间的延长及浓度的增加逐渐升高。（3）蓇雷草在盐胁迫环境下，机体组织不断积累可溶性蛋白(SP)和脯氨酸（PRO）含量以提高渗透调节能力，平衡细胞内外渗透势，从而达到缓解盐害的目的。整个盐胁迫过程中，蓇雷草机体组织将抗氧化酶防御系统和渗透调节机制相结合，减缓了细胞膜脂过氧化的损伤和细胞失水带来的生理干旱，表现出较强的耐盐能力。研究结果可为蓇雷草在南海诸岛人工群落构建、植被恢复中的应用以及营造良好生态环境提供科学支撑，对中国热带珊瑚岛可持续发展具有重大意义。

关键词：蓇雷草，盐胁迫，丙二醛，抗氧化酶，渗透调节，生理响应

中图分类号：Q945.78　　　　**文献标识码：**A　　　　文章编号：

Physiological response of *Thuarea involuta* under salt stress

CHEN Yilan [1,2], LI Xin [3], ZHAO Wenzhong [4], LI Xinjie [4], LIAO Haimin[1], LIU Dongming [2*]

收稿日期：2020-11-17

基金项目：中国科学院 A 类战略性先导科技专项(XDA13020500)；国家自然科学基金项目（41571056）；NSFC-广东联合基金项目(U1701246)；科技基础资源调查专项(2018FY100107)；河北省交通运输厅科技攻关项目（QG2018-10）资助[Supported by Strategic Priority Research Program of Chinese Academy of Sciences (XDA13020500)；the National Natural Science Foundation（41571056）; NSFC-the United Fund in Guangdong Province (U1701246); Science and Technology Basic Resources Survey Program (2018FY100107); Science and Technology Breakthrough Program of Hebei Provincial Department of Transport (QG2018-10)]。

作者简介：陈意兰（1992-），布依族，硕士研究生，研究方向为植物资源评价与利用、特殊生境生态修复，(E-mail) chenyilan@scbg.ac.cn。

***通信作者：**刘东明，副研究员，研究方向为植物资源评价与利用、特殊生境生态修复，(E-mail) Liudm@scbg.ac.cn。

(1. *Key laboratory of Plant Resource Conservation and Germplasm Innovation in Mountainous Region (Ministry of Education), Collaborative Innovation Center for Mountain Ecology & Agro-Bioengineering（CICMEAB）, College of Life Sciences/Institute of Agro-bioengineering, Guizhou University*, Guiyang 550025, Guizhou, China; 2. *South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences,* Guangzhou 510650, China; 3. *South China Agricultural University*, Guangzhou 510642, China; 4. *Hebei Qugang Expressway Development Co. Ltd.* , Dingzhou 073000, Hebei, China)

Abstract: In order to test the ability of *Thuarea involuta* to adapt to adversity and to reveal its mechanism of salt tolerance, we collected samples from the tropical coral xisha dongdao island, and selected vigorous plants as the subsequent experiment materials through vegetative propagation, which were then treated with different salt stress degree. We studied the effects of treatments with different NaCl concentration on the contents of Malondialdehyde (MDA), antioxidase and osmotic regulator in leaves of *T. involuta*. Our results showed that the increase of NaCl concentration did not accelerate the membrane lipid peroxidation of *T. involuta* leaf cells under a short term of salt treatment (28 d), but the peroxidation effect worsened with the extension of salt treatment time and increase of NaCl concentration, which also, resluted in a gradually rising of the content of MDA, reaching the peak at 400 mmol·L^{-1} of NaCl concentration. Under the short term of salt stress treatment (28 d), the activity of SOD and CAT were significantly increased under the low (200 mmol·L^{-1}) and high (400 mmol·L^{-1}) NaCl concentration, respectively, the activity of POD gradually ascended with the increase of salt stress time and NaCl concentration. We discovered that under salt treatment, *T. involuta* accumulated SP and PRO to improve the osmotic regulation ability, which balanced the osmotic potential inside and outside the cell membranes and lowered the demage of salt stress. In conclusion, *T. involuta* can apply both of the antioxidant enzyme defense system and osmotic regulation mechanism under salt stress, to reduce the damage caused by lipid peroxidation of cell membrane and to ease physiological drought. In this case, we regarded the species has high salt tolerance. The results can provide scientific foundation for artificial community construction of *T. involuta*, vegetation restoration and landscaping design on South China Sea Islands, and it has great significance for sustainable development to tropical coral islands in China.

Key words: *Thuarea involute*, salt stress, MDA, antioxidase, osmotic regulator, physiological response

蒭雷草（*Thuarea involuta*），禾本科多年生草本植物，分布于琉球群岛、东南亚、大洋洲、马达加斯，产我国广东、海南以及台湾（陈守良，1990），广西涠洲岛也有分布（张若鹏等，2018）。蒭雷草生于海边沙滩，秆匍匐地面，向上抽出叶和花序，直立部分高，叶片呈披针形，长 3 厘米左右，宽 3-8 毫米，两面有细柔毛，边缘常部分地波状皱折（图 1）；常种植在南海诸岛防风固沙、绿化环境（任海等，2017）。由于我国热带珊瑚岛属于典型的热带和赤道带海洋季风气候，日照时间长，辐射强烈，热量充足，终年高温，季风盛行（黄镇国和张伟强，2008）；土壤富含钙和磷，盐分含量较高，pH 值呈强碱性；环境较恶劣；生长在该区域的植物应具有耐盐、耐高温、耐旱、喜钙等特殊功能以适应生境（邢福武和邓双文，2018；简曙光，2020）。然而，国内外有关蒭雷草的研究较少，主要集中在花的结构发育(Kuoh et al., 1998)、珊瑚礁沙土中栽培保育（Wang et al., 2018）、叶片水势及其渗透溶质与环境之间的关系（Allaway, 1984）等方面，对蒭雷草抗逆生物学特性、抗逆生理生化响应等适应逆境的相关研究未见报道，没有依据支撑蒭雷草是否具有适应热带珊瑚岛生境的能

力。

开展热带珊瑚岛植被退化和恢复相关研究，有助于为中国南海诸岛植被保护和恢复提供科技支撑，对热带珊瑚岛可持续发展具有重大意义（简曙光，2020）。因此，为探讨蓼雷草对逆境的适应能力，揭示其耐盐机理；作者从中国热带珊瑚岛西沙东岛采集蓼雷草，通过分株繁殖挑选健壮植株为材料；模拟热带珊瑚岛生境设置不同浓度的 NaCl 处理，研究不同程度的盐胁迫对其植株叶片丙二醛（MDA）、抗氧化酶以及渗透调节物质的影响；以期为蓼雷草在南海诸岛人工群落构建、植被恢复中的应用以及营造良好生态环境提供参考。







A. 植株；**B.** 叶；**C.** 花。

A. Plant; **B**. Leaf; **C.** Flower.

图 1. 蓼雷草

Fig.1 *Thuarea involuta*

1 材料与方法

1.1 材料及采样地概括

蓼雷草采自西沙东岛。东岛 112°43′13″~112°44′22″ E、16°39′ 34″~16°40′31″ N，陆地面积 1.7 km^2，呈椭圆形，是西沙群岛面积超过 1.5 km^2 的三大珊瑚岛之一（童毅等，2013；王森浩等，2019），年平均气温 26~27 ℃，年降雨量 1 500 mm，有明显的干湿季，雨期集中在 6-11 月，植被丰富茂密（刘晓瞳等，2017）。

1.2 试验设计

根据 2018 年 4 月在西沙东岛采集蓼雷草鲜活植株带回中国科学院华南植物园实验大棚，在 30×25 cm 的花盆内进行分株繁殖，基质为珊瑚砂：红壤土：椰糠：泥炭土：有机肥= 80: 10:5:3:2。2019 年 7 月，选取长势一致的健壮植株进行盐胁迫试验。

由于海水盐含量 3.5%，珊瑚沙盐含量 0.08%~0.6%，受飞溅的海水以及盐雾的影响，热带珊瑚岛土壤越靠海盐含量越高，本试验以此为依据设置不同 NaCl 浓度梯度。试验前将蓼雷草分成 6 组，分别插上 CK、S1、S2、S3、S4、S5 共 6 种标签，每组 3 个重复。其中，CK 组为对照组，NaCl 浓度为 0；S1~S5 为试验组，NaCl 浓度分别为 100 mmol·L^{-1}（S1）、200 mmol·L^{-1}（S2）、300 mmol·L^{-1}（S3）、400 mmol·L^{-1}（S4）、500 mmol·L^{-1}（S5）。试验期间每天给各组植株浇水，保证其生长条件在正常水分范围内（实验得出正常水分的土壤

含水量为 40%~50%），试验开始后每天浇 NaCl 溶液 500 mL，将每组植株的 NaCl 浓度控制在设定浓度，并在试验第 1、28、42 d 从各组内随机采集生长发育良好的成熟叶片带回实验室进行各项指标测定。

1.3 测定指标及方法

丙二醛(MDA)的含量：采用硫代巴比妥酸(TBA)法（王学奎和黄见良，2015）测定。MDA 与 TBA 缩合，生成红色产物，在 532 nm 有最大吸收峰，进行比色后可估测样品中过氧化脂质的含量；同时测定 600 nm 下的吸光度，利用 532 nm 与 600 nm 下的吸光度的差值计算 MDA 的含量。

超氧化物歧化酶(SOD)活性：采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法(陈建勋和王晓峰，2002）测定。通过黄嘌呤及黄嘌呤氧化酶反应系统产生超氧阴离子（O_2^{-}），O_2^{-}可还原氮蓝四唑生成蓝色甲臜，SOD 可清除 O_2^{-}，从而抑制了甲臜的形成。在反应体系中抑制百分率 50%时，定义为一个酶活力单位。

过氧化物酶（POD）活性：采用愈创木酚显色法（路文静和李奕松，2012）测定。POD 催化 H_2O_2 氧化特定底物，在 470 nm 有特征光吸收。每 mg 组织蛋白在每 mL 反应体系中每分钟 A470 变化 0.5 为一个酶活力单位。

过氧化氢酶（CAT）活性：采用紫外吸收法（李合生，2000）测定。H_2O_2 在 240 nm 下有特征吸收峰，CAT 能够分解 H_2O_2，使反应溶液 240 nm 下的吸光度随反应时间而下降，根据吸光度的变化率可计算出 CAT 活性。每 mg 组织蛋白每分钟催化 1 nmol H_2O_2 降解定义为一个酶活力单位。

可溶性蛋白（SP）含量：采用二喹啉甲酸（BCA）法（吴淑华等，2017）测定。碱性条件下，蛋白质中半胱氨酸、胱氨酸、色氨酸、酪氨酸以及肽键，能将 Cu^{2+}还原成 Cu^{+}；2 分子的 BCA 与 Cu^{+}结合，生成紫色络合物，在 540-595 nm 有吸收峰，562 nm 处吸收峰最强，在此处读取吸光度。

脯氨酸（PRO））含量：采用酸性茚三酮染色法（李合生，2000）测定。用磺基水杨酸（SA）提取 PRO，加热处理后，PRO 与酸性茚三酮溶液反应生成红色；加甲苯萃取后，在 520 nm 测定吸光度。

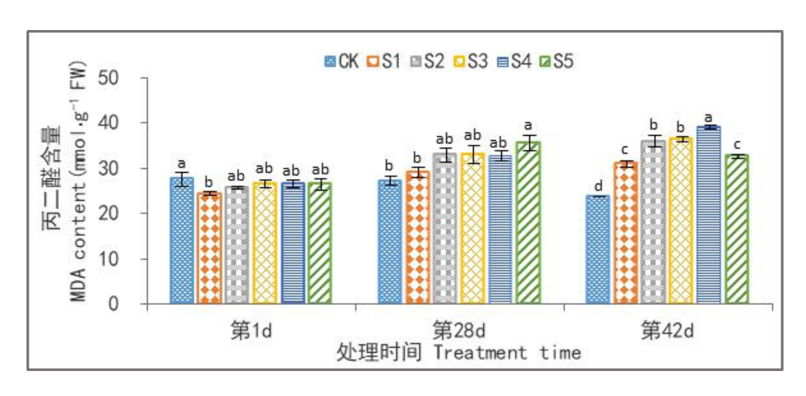
1.4 数据处理

利用 Excel 对数据进行处理并作图，用 SPSS Statistics 17 软件对数据进行统计分析，用 Duncan 法在 P<0.05 水平上进行多重比较，单因素方差分析检验各数据组间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 不同浓度盐胁迫下虉雷草叶片丙二醛（MDA）含量的变化

丙二醛（MDA）是膜脂过氧化产物之一，其含量的高低可以反应膜脂过氧化损伤的程度（孔强等，2019）。如图 2 所示，盐胁迫第 1 d，除 S1 处理 MDA 含量略低于 CK 外，其余试验组 MDA 含量与 CK 相比均差异不显著，各组虉雷草均未发生膜脂过氧化作用。盐胁迫第 28 d，S1~S4 处理 MDA 含量上升幅度较小，与 CK 相比均差异不显著，膜脂过氧化作用未随 NaCl 浓度的增加而加强；直到 S5 处理 MDA 含量与 CK 相比上升 30.80%，差异显著。随着盐胁迫时间推移，膜脂过氧化作用加强，各试验组 MDA 含量不同程度高于对照组，与 CK 相比均差异显著；S4 处理 MDA 含量最高，膜脂过氧化损伤最严重。



相同处理时间不同字母表示差异显著（P<0.05）。下同。

Different letters in the same treatment time indicate significant differences (P < 0.05). The same below.

图 2. 不同浓度盐胁迫下薅雷草叶片丙二醛（MDA）含量的变化

Fig.2 Changes in malonyldialdehyde (MDA) content of *Thuarea involuta* leaves under the different salt stresses

2. 2 不同浓度盐胁迫下薅雷草叶片抗氧化酶活性的变化

2.2.1 不同浓度盐胁迫下薅雷草叶片超氧化物歧化酶（SOD）活性的变化

从图 4 可以看出，短期盐胁迫内，一定程度的盐胁迫有助于提高 SOD 活性，各试验组 SOD 活性均显著高于 CK，随着 NaCl 浓度的增加 SOD 活性呈上升-下降趋势；盐胁迫第 1 d 和 28 d，分别在 S3、S2 处理下 SOD 活性达到最高，与 CK 相比分别上升 47.74%、56.68%。随着试验进行，盐胁迫第 42 d，不同 NaCl 浓度处理 SOD 活性变化不大，但仍高于 CK，差异显著。

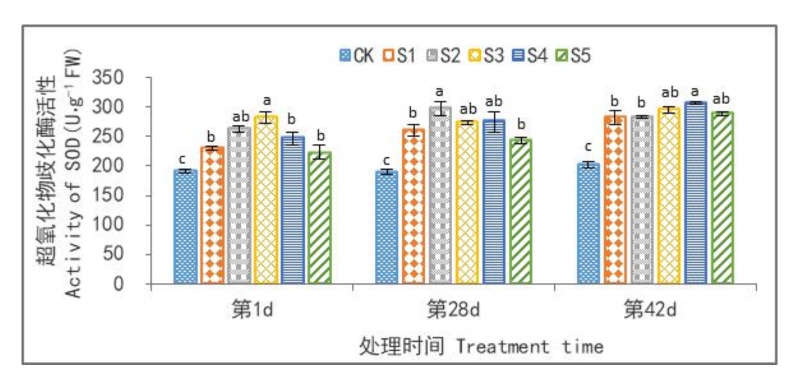


图 3. 不同浓度盐胁迫下薅雷草叶片超氧化物歧化酶（SOD）活性的变化

Fig.3 Changes in activity of SOD of *Thuarea involuta* leaves under the different salt stresses

2.2.2 不同浓度盐胁迫下薅雷草叶片过氧化物酶（POD）活性的变化

盐胁迫初始，POD 未作出响应，各试验组 POD 活性与 CK 相比均差异不显著；随着盐胁迫处理时间推移，POD 合成速率大于降解速率，NaCl 浓度的增加致使 POD 活性呈逐渐上升趋势（图 4）。盐胁迫第 28 d 和第 42 d，S1~S2 处理 POD 活性差异不显著，S3~S5 处理 POD 活性差异不显著，除第 42 d 的 S1 处理外均与 CK 相比差异显著。

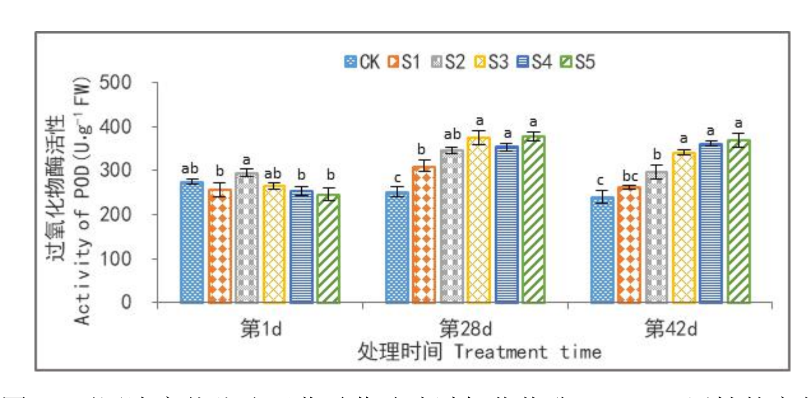


图 4. 不同浓度盐胁迫下薅雷草叶片过氧化物酶（POD）活性的变化

Fig.4 Changes in activity of POD of *Thuarea involuta* leaves under the different salt stresses

2.2.3 不同浓度盐胁迫下薅雷草叶片过氧化氢酶（CAT）活性的变化

盐胁迫时间积累不同，有助于提高 CAT 活性的 NaCl 浓度不同（图 5）。盐胁迫第 1 d 和 42 d，S2 处理 CAT 活性均达到最高，相比 CK 分别上升 161.07%、121.98%，均差异显著；而盐胁迫第 28 d，S4 处理 CAT 活性达到最高，与 CK 相比上升 151.81%，差异显著。盐胁迫第 1 d 和第 28 d，S5 处理 CAT 合成速率小于降解速率，CAT 活性与 CK 相比分别下降 18.96%、21.71%，差异显著；随着盐胁迫处理时间积累，CAT 迅速合成，盐胁迫第 42 d，不同 NaCl 浓度处理 CAT 活性均显著高于 CK。

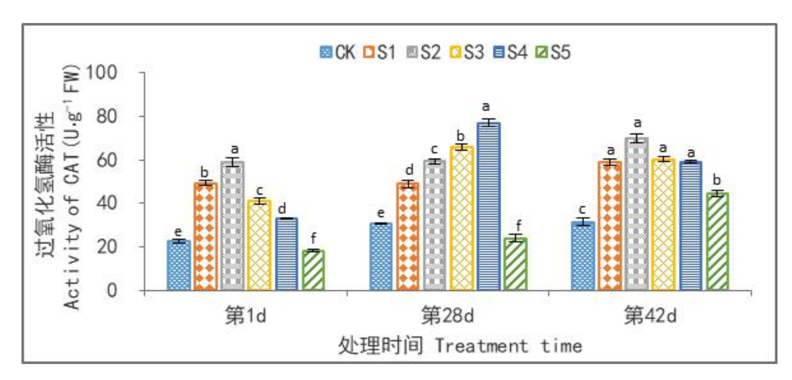


图 5. 不同浓度盐胁迫下薅雷草叶片过氧化氢酶（CAT）活性的变化

Fig.5 Changes in activity of CAT of *Thuarea involuta* leaves under the different salt stresses

2.3 不同浓度盐胁迫下薅雷草叶片渗透调节物质的变化

2.3.1 不同浓度盐胁迫下薅雷草叶片可溶性蛋白（SP）含量的变化

从图 6 中可以看出，盐胁迫第 1 d 和第 42 d，SP 含量随 NaCl 浓度的增加呈上升-下降趋势，S2 处理有助于 SP 的积累，SP 含量达到最大值，相比 CK 分别上升 60.79%、78.63%，差异显著；S5 处理 SP 含量下降至最低，相比 CK 分别下降 10.11%、8.07%，均差异不显著。盐胁迫第 28 d，S1 处理 SP 含量相比 CK 下降 3.61%，差异显著；试验组 S2~S5 处理 SP 含量均差异不显著，但与 CK 相比均差异显著。

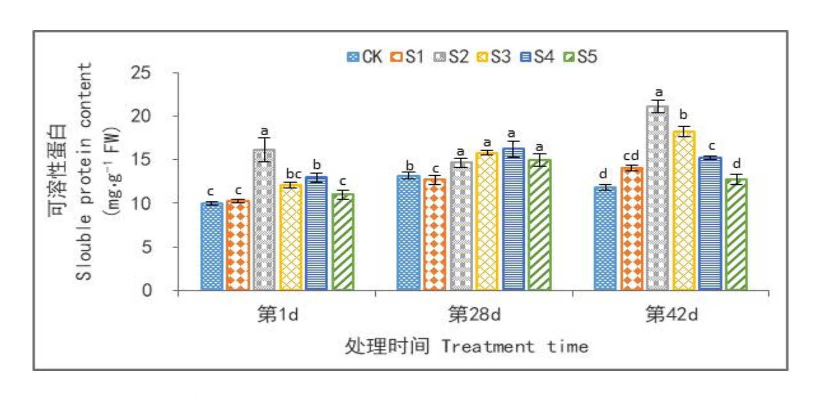


图 6. 不同浓度盐胁迫下蒭雷草叶片可溶性蛋白(SP)的变化

Fig.6 Changes in Slouble protein (SP) content of *Thuarea involuta* leaves under the different salt stresses

2.3.2 不同浓度盐胁迫下蒭雷草叶片脯氨酸（PRO）含量的变化

盐胁迫初始，无论对照组还是试验组，PRO 含量都很少；随着处理时间推移，PRO 含量随 NaCl 浓度的增加呈上升趋势（图 7）。盐胁迫第 28 d，S1~S4 处理 PRO 含量缓慢上升，均差异不显著；S5 处理 PRO 含量达到最高，是 CK 的 61 倍，差异显著。盐胁迫第 42 d，S1、S2 处理 PRO 含量差异不显著，但与 CK 相比均差异显著；S3 处理 PRO 含量是 CK 的 29.53 倍，差异显著；S4、S5 处理 PRO 含量差异不显著，S4 处理 PRO 含量最高，是 CK 的 44.87 倍，差异显著。

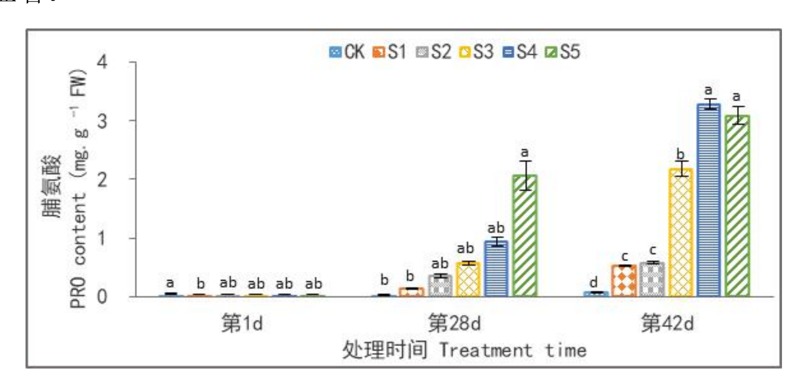


图 7. 不同浓度盐胁迫下蒭雷草叶片脯氨酸(PRO)的变化

Fig.7 Changes in proline（PRO）content of *Thuarea involuta* leaves under the different salt stresses

3 讨论

正常情况下，植物机体内活性氧的产生与清除处于动态平衡，细胞膜脂过氧化作用较弱，MDA 含量维持在一定水平。盐胁迫环境下，植物机体内活性氧随 NaCl 浓度增加而不断积累，细胞膜脂过氧化作用加重，MDA 含量随着 NaCl 浓度的升高而增加（黄相玲等，2018）。本研究发现，短期盐胁迫未能加剧蒭雷草叶片细胞膜脂过氧化的损伤，MDA 含量随 NaCl 浓度的增加上升幅度较小；随着处理时间的积累，MDA 含量显著增加。不同 NaCl 浓度胁迫下，滁菊（王雪娟等，2014）、盐角草（蒋永超等，2012）的 MDA 含量最大值出现在 300 mmol·L^{-1}，而蒭雷草的 MDA 含量最大值出现在 400 mmol·L^{-1}。说明蒭雷草具有较强的耐盐能力，在一定程度上可以启动抗氧化酶防御系统缓解细胞膜脂过氧化损伤，并通过渗透调节机制调节细胞渗透势以提高对盐胁迫环境的适应能力（姜云天等，2020）。

SOD、POD 和 CAT 是 3 种植物组织防御系统中清除活性氧的抗氧化酶，SOD 使超氧阴离子发生歧化反应生成 H_2O_2，POD 催化 H_2O_2 将羟自由基氧化生成 H_2O，CAT 直接将 H_2O_2 转化为 H_2O，三者协同作用减缓细胞发生膜脂过氧化损伤（Ingramj& Bartelsd，1996）。研

究发现，盐胁迫初始，蓊雷草机体组织主要通过提高 SOD、CAT 活性清除活性氧，而 POD 未作出响应。低浓度盐胁迫下，植物可通过提高抗氧化酶活性及时清除活性氧来降低细胞膜脂过氧化损伤；高盐浓度胁迫下，抗氧化酶活性下降，保护酶系统的自我调节能力丧失，从而导致植物细胞受到伤害（路斌等，2015）。该研究中，短期盐胁迫内，低浓度（200 mmol·L^{-1}）NaCl 显著提高 SOD 活性，高浓度（400 mmol·L^{-1}）NaCl 显著提高 CAT 活性；整个盐胁迫过程中，蓊雷草叶片机体组织启动防御系统迅速合成抗氧化酶，有助于清除活性氧，从而避免了盐胁迫对细胞的伤害（张昆等，2017）；SOD、CAT 活性随 NaCl 浓度的增加表现出先增加后下降，与黑果枸杞的 SOD、CAT 活性变化趋势类似（杨万鹏等，2019）；但 POD 活性随盐胁迫时间的延长及盐浓度的增加呈逐渐上升趋势，与王耘等（2017）对蚕豆幼苗的研究结果一致。

植物在盐胁迫下可以通过启动抗氧化酶防御系统清除对细胞有伤害的活性氧，也可以通过积累渗透调节物质的含量降低细胞渗透势，维持其体内水分相对平衡和细胞膨压，减轻胁迫对植株的伤害（龙智慧，2017）。有研究表明主要的渗透调节物质是 PRO（孙聪聪等，2017）；也有研究表明主要的渗透调节物质是 SP 和 PRO，且二者随 NaCl 浓度的增加总体均呈上升趋势（张林平等，2020）。但该研究发现，盐胁迫初始，蓊雷草叶片机体组织细胞未受到伤害，细胞内外水分保持动态平衡、细胞膨压良好，植株生长发育正常；随着盐胁迫的进行，100~200 mmol·L^{-1}NaCl 处理下，蓊雷草主要积累 SP 以维持细胞渗透势，而 300~500 mmol·L^{-1}NaCl 处理下，蓊雷草主要积累 PRO。SP 和 PRO 的不断积累可以提高蓊雷草机体组织细胞的渗透调节能力，从而达到缓解盐害的目的。

4 结论

综上所述，蓊雷草耐盐性较强。短期（28d）盐胁迫内，NaCl 浓度的增加没有加剧蓊雷草叶片细胞膜脂过氧化的损伤，200~500 mmol·L^{-1}（S2~S5）处理 MDA 含量差异不显著；随着处理时间推移，细胞膜脂过氧化损伤的程度随着 NaCl 浓度的增大逐渐加深，但机体组织可以启动防御系统合成抗氧化酶清除活性氧，并积累 SP 和 PRO 含量提高渗透调节能力，缓减细胞受到伤害。作为热带珊瑚岛常见植物之一，蓊雷草主要种植在海岛上防风固沙、绿化环境。因此，该研究结果对蓊雷草在南海诸岛人工群落构建、植被恢复中的应用以及营造良好生态环境提供参考。

参考文献：

ALLAWAY WG, PITMAN MG, STOREY R et al., 1984. Water relations of coral cay vegetation on the great barrier-reef-water potentials and osmotic content[J]. Aust J Bot, 32 (4): 449-464.

CHEN JX, WANG XF, 2002. Experimental guidance of plant physiology [M]. Guangzhou: South China University of Technology Press. [陈建勋，王晓峰，2002. 植物生理学实验指导[M]. 广州：华南理工大学出版社.]

CHEN SL, 1990. Flora of China [M]. Beijing: Science Press, 10 (1) : 387-389. [陈守良，1990. 中国植物志[M]. 北京：科学出版社，10(1):387-389.]

HUANG XL, LIN FF, ZHANG MY, et al., 2018. Effects of salt stress on the growth and osmoregulatory substances in *Terminalia neotaliala* Capuron seedlings[J]. J S Agric, 49 (7): 1364-1369.[黄相玲，林妃妃，张明月，等，2018. 盐胁迫对小叶榄仁幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 南方农业学报，49(7):1364-1369.]

HUANG ZG, ZHANG WQ, 2008. A discussion on the quaternary climate records of tropical coral reefs in China [J]. Trop Geogr: 11-15. [黄镇国，张伟强，2008. 中国热带珊瑚礁的第四纪气候记录[J]. 热带地理: 11-15.]

INGRAM J, BARTELS D, 1996. The molecular basis of dehydration tolerance in plants[J]. Ann Rev Plant Biol, 47(1): 377-403.

JIAN SG, 2020. Vegetation of Tropical Coral Islands in China [J]. Guihaia, 40(3):443. [简曙光，2020. 中国热带珊瑚岛植被[J]. 广西植物，40(3):443.]

JIANG YC, LIU B, GUO H, et al., 2012. Preliminary study on the physiologic response of salt-dilution halophyte *Salicornia europaea* L.to salt stress [J]. Xinjiang Agric Sci, 49: 694-700. [蒋永超，刘斌，郭欢，等，2012. 稀盐盐生植物盐角草对盐胁迫生理响应的初步研究[J]. 新疆农业科学，49:694-700.]

JIANG YT, LI YM, CHEN CX, et al., 2020. Effects of salt stress on physiological characteristics of *Begonia* semperflorens link et Otto seedlings [J]. N Hortic, (16):62-69. [姜云天，李玉梅，陈晨霞，等，2020. 盐胁迫对四季秋海棠幼苗生理特性的影响[J]. 北方园艺，(16):62-69.]

KONG Q, MA X H, GONG L X, et al., 2019. Growth and physiological responses of *Taxodium mucronatum*×Cryptomeria fortunei under different salt stress conditions[J]. J Sw For Univ (Nat Sci Ed), 39(2): 179-183. [孔强，马晓华，宫莉霞，等，2019. 不同盐胁迫条件下东方杉的生长及生理响应研究[J]. 西南林业大学学报(自然科学)，39(2):179-183.]

KUOH CS, HSIAO LC, LIAO GI, 1998. Comparison of upper floret development in bisexual and male spikelets of *Thuarea involuta* (Gramineae) with scanning electron microscopy [J]. Taiwania, 43(3):235-245.

LI HS, 2000. Experimental principles and techniques of plant physiology and biochemistry[M]. Beijing: Higher Ed Press. [李合生，2000. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京：高等教育出版社.]

LIU XT, GE CD, ZOU XQ, et al., 2017. Carbon, nitrogen geochemical characteristics and their implications on environmental changes in the lagoon sediments of the Dongdao Island of Xisha Islands in South China Sea[J]. Acta Oceanol Sin, 39(6):43-54. [刘晓瞳，葛晨东，邹欣庆，等，2017. 西沙群岛东岛潟湖沉积物碳、氮元素地球化学特征及其指示的环境变化[J]. 海洋学报, 39(6):43-54.]

LONG ZH, 2017. Study on the physiological response of salt stress and drought stress of *Bambusa tuldoides* cv. *Swolleninternode* [D]. Fujian Agricultural Forestry University. [龙智慧，2017. 鼓节竹盐胁迫和干旱胁迫的生理响应研究[D]. 福建农林大学.]

LU B, HOU YM, LI XY, et al., 2015. Physiological response and salt-tolerance of *Gleditsia microphylla* under NaCl stress [J]. J Appl Ecol, 26: 3293-3299. [路斌，侯月敏，李欣洋，等，2015. 野皂荚对 NaCl 胁迫的生理响应及耐盐性[J]. 应用生态学报，26: 3293-3299.]

LU WJ, LI YS, 2012. Experimental course of plant physiology [M]. Beijing: China Forestry Press [路文静，李奕松，2012. 植物生理学实验教程[M]. 北京:中国林业出版社.]

REN H, JIAN SG, ZHANG QM, et al., 2017. Plants and vegetation south China sea island [J]. Ecol Env Sci, 26: 1639-1648.[任海，简曙光，张倩媚，等，2017. 中国南海诸岛的植物和植被现状[J]. 生态环境学报，26: 1639-1648.]

SUN CC, ZHAO HY, ZHENG CX, et al., 2017. Effects of NaCl stress on osmolyte and proline metabolism in *Ginkgo biloba* seedling [J]. J Plant Physiol, 53:470-476. [孙聪聪，赵海燕，郑彩霞，等，2017. NaCl 胁迫对银杏幼树渗透调节物质及脯氨酸代谢的影响[J]. 植物生理学报，53: 470-476.]

TONG Y, JIAN SG, CHEN Q et al., 2013. Vascular plant diversity of the Paracel Islands, China [J]. Biodivers Sci, 21(3):364-374. [童毅，简曙光，陈权，等，2013. 中国西沙群岛植物多样性[J]. 生物多样性，21(3):364-374.]

WANG F, JIAN S, LIU D, et al., 2018. Constructing coral reef shelter by leveling coral reef sand,

planting trees comprising arbor, shrubs, grassvine and herbaceous plant on coral reef sands, and performing conservation process[P]. CN108605572-A; CN108605572-B.

WANG SH, ZHU Y, WANG YF, et al., 2019. Effect of vegetation types on soil physicochemical property in East Island and Yongxing Island of Xisha Islands [J]. J Trop Subtrop Bot, 27(4):383-390. [王森浩，朱怡静，王玉芳，等，2019. 西沙群岛主要岛屿不同植被类型对土壤理化性质的影响[J]. 热带亚热带植物学报，27(4):383-390.]

WANG XJ, ZHOU Y, WU Y, et al., 2014. Influence of salt stress on physiological characteristics of *Chrysanthemum morifolium* cv. Chuju [J]. Guihaia, 34 (6): 828-832.[王雪娟，周毅，吴燕，等，2014. 盐胁迫对盆栽滁菊生理特性的影响[J]. 广西植物，34(6): 828- 832.]

WANG XK, HUANG JL, 2015. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments[M]. 3rd Ed.Beijing: Higher Ed Press, 131-133. [王学奎，黄见良，2015. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 第 3 版. 北京：高等教育出版社.]

WANG Y, JIN XX, ZHAO H, et al., 2017. Effects of salt stress on photosynthesis and antioxidant enzyme activities of *Vicia faba* L.seedling [J]. N Hortic, (20): 25-30. [王耘，金潇潇，赵辉等，2017. 盐胁迫对鲜食蚕豆幼苗光合特性及抗氧化酶活性的影响[J]. 北方园艺，(20): 25-30.]

WU SH, CHEN HW, JIAN SG, et al., 2017. The biological characteristics of *Cordia subcordata* on tropical coral island in China[J]. Ecol Sci, 36(6): 57-63. [吴淑华，陈昊雯，简曙光，等，2017. 中国热带珊瑚岛橙花破布木（*Cordia subcordata*）的生物学特性[J]. 生态科学，36(6): 57-63.]

XING FW, DENG SW, 2018. Flora of the South China Sea Island [M]. Beijing: China Forestry Press. [邢福武，邓双文，2018. 中国南海诸岛植物志[M]. 北京：中国林业出版社.]

YANG WP, MA R, YANG YY, et al., 2019. Effects of NaCl treatment on the growth and physiological indexes of *Lycium ruthenicum* [J]. Mol Plant Breed, 17(13):4437- 4447. [杨万鹏，马瑞，杨永义，等，2019. NaCl 处理对黑果枸杞生长、生理指标的影响[J]. 分子植物育种，17(13):4437-4447.]

ZHANG K, LI MN, CAO SH, et al., 2017. Response of *Carex rigescens* to different NaCl concentrations and its salinity threshold calculation[J]. Pratac Sci, 34(3):479-487. [张昆，李明娜，曹世豪，等，2017. 白颖苔草对不同浓度 NaCl 胁迫的响应及其耐盐阈值[J]. 草业科学，34(3):479-487.]

ZHANG LP, LIU Y, WANG Y, et al., 2020. The effects of NaCl stress on the growth and accumulation of penetration adjustment substances in *Glycyrrhiza* [J]. J Inn Mongol Agic Univ (Nat Sci Ed), 41:10-15. [张林平，刘艳，王洋，等，2020. NaCl 胁迫对甘草生长和渗透调节物质积累的影响[J]. 内蒙古农业大学学报（自然科学版），41: 10-15.]

ZHANG RP, XIN WW, ZHANG SH, et al., 2018. New data on plants in Guangxi [J]. Guihaia, 38(8):1102-1105. [张若鹏，欣玮玮，张舒欢，等，2018. 广西植物新资料[J]. 广西植物，38(8):1102-1105.]